Aus dem Physiologischen Institut der Universität Bonn.
Direktor: Prof. Dr. Ebbecke.

Nervenaktionsströme in Abhängigkeit vom Reizstrom.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

der

Hohen Medizinischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Bonn

vorgelegt am 28. Oktober 1938

von

Dr. phil. Herbert Göpfert

aus

Iserlohn i./W.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität Bonn.

Referent: Dozent Dr. Schaefer.

Korreferent: Prof. Dr. Ebbecke.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Erscheint als Sonderabdruck in
„Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie der Menschen und der Tiere."
Band 241, Heft 4, 1939.

Nervenaktionsströme in Abhängigkeit vom Reizstrom

Von

Herbert Göpfert

Mit 15 Textabbildungen

Sonderabdruck aus

Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere

241. Band. 4. Heft

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1939

Pflügers Arch.

In **„Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere“** können Forschungsergebnisse veröffentlicht werden, welche die Physiologie in ihrem weitesten Sinne als die Lehre von den Lebenserscheinungen zu fördern geeignet sind.

Das Archiv erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften.

Manuskripte sind zu senden an:

Emil Abderhalden, Halle a. S., Physiologisches Institut der Martin-Luther-Universität, Hindenburgdamm 21 oder

Albrecht Bethe, Frankfurt a. M.-Süd, Theodor-Stern-Haus, Weigertstraße 3 oder

A. v. Muralt, Bern, Bühlplatz 5 oder

H. Rein, Göttingen, Physiologisches Institut der Universität.

Die von den Herausgebern angenommenen Arbeiten gelangen, mit dem Datum des Einganges versehen, so schnell wie möglich zur Veröffentlichung, und zwar in der Reihenfolge des Einganges. Ausnahmen von dieser Reihenfolge können bei längeren Arbeiten, bei solchen mit technisch schwierigen Abbildungen und bei verzögerter Erledigung der Korrekturen durch den Verfasser eintreten.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Autors „Kurze Mitteilung“ tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Einganges abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 30.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen“ wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet. Bei Einsendung des Manuskripts ist mitzuteilen, ob dasselbe oder eines ähnlichen Inhalts schon einer anderen Zeitschrift angeboten wurde.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 160 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum Bogennettopreise berechnet werden. **Mit der Lieferung von Dissertationsexemplaren befaßt sich die Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht;** sie stellt jedoch den Doktoranden den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertationsexemplare durch die Druckerei.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Die Herausgeber. Der Verlag.

---

241. Band **Inhaltsverzeichnis.** 4. Heft

Seite

Tschermak-Seysenegg, Armin. Über Parallaktoskopie. (Mit 3 Textabbildungen) 455

Schubert, G. Die binokulare Koordination der Sehfunktionen. (Mit 6 Textabbildungen) 470

Wachholder, Kurt, Joachim Baucke und Hans Hermann Podestà. Nachweis zusätzlicher Entstehung von Vitamin C im Organismus, insbesondere bei mangelhafter Zufuhr mit der Nahrung 495

Hasch, Zoltán und **István Hajdu.** Weitere Versuche über durch Arbeit verursachte Nebennierenhypertrophie. (Mit 3 Textabbildungen) 507

Maltesos, C. und **R. H. Watson.** Durchblutung und Sekretion des Pankreas bei humoraler Anregung. (Mit 4 Textabbildungen) 516

Wyss, Oscar A. M. Impulssynchronisierung im Atmungszentrum. (Mit 6 Textabbildungen) 524

Fortsetzung des Inhaltsverzeichnisses auf der III. Umschlagseite.

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Bonn.)

Nervenaktionsströme in Abhängigkeit vom Reizstrom *.

Von

Herbert Göpfert.

Mit 15 Textabbildungen.

(Eingegangen am 17. Dezember 1938.)

Untersuchungen über die elektrischen Erscheinungen bei der Nervenerregung werden fast stets an Erregungen angestellt, die durch elektrische Reizung ausgelöst worden sind. Das Bild des erregten Aktionsstromes wird nun von der Reizstromform, also einem äußeren Faktor, erheblich beeinflußt. Will man diese Einflüsse von denjenigen Merkmalen trennen, die nur durch die Konstanten des Nerven selbst bedingt sind, so erfordert das genaue Kenntnis dieser Einflüsse. Die vorliegende Arbeit will einen Beitrag zu dieser Frage liefern. Darüber hinaus lassen sich aus theoretischen Vorstellungen über die Natur des Reizvorganges Voraussagen machen über die Art, in der die Form der Erregung von der Reizstromform abhängt. Die zweite Aufgabe der Arbeit ist eine Prüfung dieser Abhängigkeit.

Der Aktionsstrom des Nerven ist kein einheitliches Gebilde, sondern setzt sich aus den Aktionen der einzelnen Nervenfasern durch Überlagerung in charakteristischer Weise zusammen. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit einer Deutung der Aktionsbilder bei verschiedenartigen Reizstromformen.

Technik.

Zur Registrierung der Aktionsströme wurde der Kathodenstrahloszillograph mit vorgeschaltetem Gleichstromverstärker in der Anordnung von *Schmitz*[4] verwandt. Die Ableitung erfolgte einmal direkt am Reizort (Dreipunktschaltung), in anderen Versuchsreihen reizfern. Um die bestmögliche Meßgenauigkeit zu erzielen, wurde die Verstärkungsziffer so hoch wie eben angängig gewählt. Die Reizung erfolgte mit: Gleichstrom, Kondensatorstoß, Induktorschlag und mit einschleichendem Gleichstrom. Bei jeder Reizart wurden die Aktionsströme in systematischer Folge von der Schwelle bis zum Maximum aufgenommen, wobei stets erstrebt wurde, die Versuchsserien aller 4 Reizarten vom gleichen Nerven unter denselben äußeren Bedingungen zu erhalten. Zum mindesten wurde neben einer der anderen Reizarten immer der Gleichstromreiz als sicherste Bezugsgröße mit aufgenommen. Die Schaltungen für Gleichstrom- und Kondensatorreize waren genau die gleichen wie die in einer Mitteilung von *Schaefer, Göpfert* usw.[5] beschriebenen; Induktorreize wurden in der üblichen Anordnung erzeugt. Zur einschleichenden Reizung wurde die Kondensatorschaltung *(Lapicque)* benutzt, der Schaltaufbau war dabei prinzipiell der gleiche wie bei *Schriever*[6], nur wurden die Spannungsquellen in entsprechender Weise wie bei der einfachen Gleichstromreizung in Kompensationsschaltung

* D 5.

angeordnet, damit die Reizeinbrüche reguliert werden konnten. Reste des Reizeinbruchs dienten dazu, die Latenz des Aktionsstromes gegen Reizbeginn auszumessen.

Zum technischen Aufbau der Schaltungen nach folgendes:

1. Die Lage der reizzuführenden Leitungen ist nicht gleichgültig, wie auch die der eingeschalteten Schlüssel, Potentiometer, Batterien usw. Denn infolge ihrer Kapazität sowohl gegen Erde als auch gegeneinander rufen sie bei unsymmetrischem Aufbau kapazitive Ausgleichsströme hervor, die recht beträchtlich sein können, so daß sie die Aktionsströme in äußerst störender Weise überlagern. Da diese Stromstöße obendrein nicht symmetrisch nach beiden Richtungen erfolgen, so sind sie auch mit der beschriebenen Kompensationsmethode nicht zu unterdrücken (vgl. auch *Schaefer*[7]). Man muß in diesem Falle versuchen, durch Umstellen der Schaltelemente die Symmetrie herzustellen, oder, falls das nicht gelingt, durch Zuschaltung einer entsprechend kleinen Kapazität eine kapazitive Symmetrie künstlich erzwingen. (Bei den eigenen Versuchen z. B. diente als Zusatzkapazität eine geerdete kleine Metallplatte, die an einer empirisch zu bestimmenden Stelle auf die Hartgummischalttafel der Potentiometeranordnung aufgelegt wurde.)

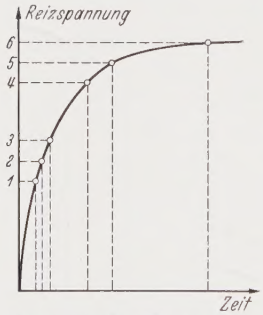


Abb. 1. Membranladekurve. Die im steil ansteigenden Teil der Kurve liegenden Schwellenwerte der Fasern 1, 2 und 3 sind schnell erreicht und haben geringen zeitlichen Abstand. Die im stark gekrümmten oberen Kurvenstück befindlichen Schwellen 4, 5 und 6 werden später erreicht und liegen zeitlich weit auseinander. Die Schwellenunterschiede 1—2, 2—3 sowie 4—5 und 5—6 sind in der Abbildung gleich groß gezeichnet.

2. Vor jeder Versuchsreihe muß nachgesehen werden, ob keine schädlichen Übergangswiderstände im Kreise liegen. Mit Vorliebe schleichen sich solche an den Kontaktstellen in der feuchten Nervenkammer ein und treten dann nach Wechsel des Präparates oder anderen Umlagerungen in Erscheinung. Bei rein qualitativen Untersuchungen ist das wohl an sich gleichgültig, da ja die Aktionsströme selbst dadurch nicht verändert werden; bei quantitativen Meßreihen aber entstehen so systematische Fehler. Eine gute Kontrolle, die vor und nach jeder Versuchsreihe erneut angestellt wurde, ist die Prüfung der Gleichstromschwelle. Sobald diese innerhalb der natürlichen Toleranzbreite nicht mehr die gleichen Werte hatte, wurden die entsprechenden Kontakte einer gründlichen Nachprüfung unterzogen. Daß im übrigen für eine äußerste Stabilität der Apparatur Sorge getragen wurde, versteht sich bei einer quantitativen Arbeit dieser Art von selbst.

Die Aktionsströme bei Gleichstromreizen.

a) Latenzzeit.

Der wesentlichste Faktor für die Abweichungen eines Aktionsstromes von dem „wahren" Aktionsbild (d. i. der Aktionsstrom einer Einzelfaser) ist, daß die Fasern eine voneinander verschiedene Latenzzeit am Reizort besitzen. Diese Latenz hängt *(Schmitz* und *Schaefer*[2, 3]*)* in Form einer Exponentialkurve von der Schwellenspannung der Faser ab (Abb. 1). Nach der „Spannungstheorie der Erregung"[1, 5, 34] nämlich lädt sich bei Einschaltung eines Gleichstromes die Membran in einer Exponentialkurve auf den Endwert auf. Ist dieser Wert für die erregbarste Faser stark überschwellig, wie das bei überschwelligen Reizen stets der Fall ist, so ergeben sich daraus folgende Verhältnisse: Je niedriger die Schwelle,

um so eher ist eine zur Erregung hinreichende Aufladung erfolgt; steigende Reizspannung würde den Anstieg der Ladekurve im Schwellengebiet der in Abb. 1 gezeichneten 6 Fasern versteilen, die Latenz am Reizort verkleinern und den Beginn der Aktion aller Fasern näher zusammenrücken. Nun ist die Latenz ja die Zeit vom Beginn des Reizes bis zum Beginn der Aktion der *erregbarsten* Faser. Diese wird bei allen Reizen von der Schwelle an aufwärts zuerst erregt, und zwar wird ihre Erregung auch bei allen folgenden überschwelligen und auch bei Maximalreizen stets zuerst erfolgen müssen, wenn man die Membranladetheorie zugrunde legt. Diese zuerst aufgetretene Aktion kann auch durch die bei höheren Reizen folgenden anderen Aktionsströme nicht beeinflußt und insbesondere nicht verkleinert werden, da bei ihrem Beginn ja schon für sie die ungünstigsten elektrischen Abgriffbedingungen vorlagen, indem alle übrigen Fasern zu dieser Zeit ihr gegenüber als Shunt wirkten. Der Beginn eines jeden aufgezeichneten Aktionsstromes wird somit stets durch *dieselbe* Faseraktion dargestellt. Es steht daher zu erwarten, daß die exponentielle Gesetzmäßigkeit, die nach der Ladetheorie zwischen Latenzzeit und Reizspannung der Einzelfaser besteht, auch für die gewöhnlichen aus vielen Faseraktionen zusammengesetzten Aktionsströme streng gilt*. Eine solche am Ort der Reizung aufgenommene Latenzkurve zeigt Abb. 2, Kurve a. Man sieht, daß die Latenzzeiten mit steigenden Reizen nach Null konvergieren; Asymptote ist die Abszisse. Auch für Aktionen, die fern dem Reizort abgeleitet wurden, muß die exponentielle Gesetzmäßigkeit bestehen bleiben. Denn da nach den Chronaxiegesetzen den empfindlichsten Fasern (d. s. nämlich die dicksten) auch die größte Leitungsgeschwindigkeit zuzuordnen ist *(Lapicque*[8], *Gasser*[9, 10], *Gasser* und *Erlanger*[11]*)*, so muß die zuerst gestartete Aktion der empfindlichsten Faser auch weiterhin stets am Anfang zu finden sein, wie weit die Welle auch gelaufen sein mag. Man liest also auch in diesem Falle die Latenzzeiten *einer* Faser ab. Das Exponentialgesetz hat allerdings hier eine etwas

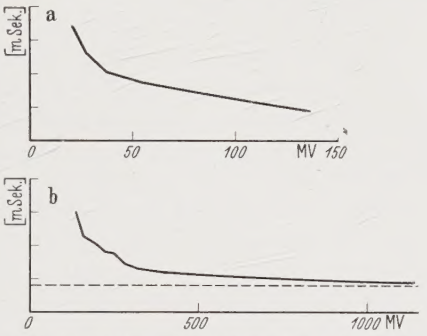


Abb. 2. Latenzzeiten als Funktion der Reizspannung. Gleichstromreiz. Kurve a Aktionsströme am Reizort abgeleitet. Kurve b Aktionsströme reizfern abgeleitet. Die gestrichelte Linie gibt die Asymptote der Latenzkurve an.

* Experimentelle Voraussetzung ist allerdings dabei, daß keine extrapolare Reizung auftritt; eine Bedingung, die am dünnen ausgeschnittenen Nervenpräparat praktisch erfüllt ist. Bei Reizung am Muskel oder am Nerven in situ, wie sie z. B. *Eichler*[12] vornahm, muß sich dieser Umstand jedoch in erheblicher Weise bemerkbar machen.

veränderte Form, da die Leitungszeit als zusätzliches konstantes Glied in die Formel eingeht, was die Abb. 2, Kurve b, veranschaulicht: Asymptote ist hier eine Parallele zur Abszisse; ihr Abstand von der Abszisse ist eben die Leitungszeit.

b) Gesamtdauer.

Aus den Erörterungen über das Zusammenwirken der einzelnen Faseraktionen ergeben sich folgende Faktoren für die Gesamtdauer eines Aktionsstromes:

1. Die Dauer der Elementaraktion einer Einzelfaser.
2. Die Latenz zwischen Beginn der erregbarsten bis zum Beginn der unerregbarsten Faser.
3. Die Art des Potentialabgriffs.

Der erste und dritte Faktor soll uns in diesem Zusammenhange nicht weiter beschäftigen. Wesentlich im Rahmen dieser Arbeit ist der Punkt 2. Nach den Betrachtungen des vorigen Abschnittes ist sofort klar, daß der Ort der Ableitung eine wichtige Rolle spielt: Am Ort der Reizung ist die Latenzdifferenz und damit die Gesamtdauer nur abhängig von den verschiedenen Ladezeiten der Einzelfasern; fern dem Reizort kommt dazu noch die Verschiebung durch die verschiedenen Leitungsgeschwindigkeiten, die durch den Umstand besonders stark in Erscheinung tritt, daß ja die Fasern mit den am Reizort schon längeren Latenzen nun auch noch die langsamste Geschwindigkeit besitzen. Die Aktion wird deshalb um so mehr verbreitert, je längere Nervenstrecken sie durchlaufen hat. Man kann die nacheinander startenden Einzelaktionen zur Darstellung bringen, wenn man Aktionen bei sehr schwachen Gleichstromreizen aufnimmt (vgl. Abb. 11a). Jeder aus der Aktionskurve heraustretende Gipfel muß gedeutet werden als Aktion einer Faser oder je einer ganzen Gruppe von Einzelfasern, die ungefähr die gleiche Latenzzeit besitzen. Diese Gruppenbildung ist für alle untermaximalen Reize etwas absolut Charakteristisches; sie ist für die außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Form dieser Aktionen allein verantwortlich. Leider erfolgt diese Gruppierung* keineswegs in gesetzlich faßbarer Weise; zum mindesten nicht bei makroskopischer Betrachtungsweise (vgl. S. 545 f.). Auf die Gesamtdauer hat sie insofern Einfluß, als deren anfängliche Zunahme bei langsam ansteigenden Reizen manchmal sprunghaft vor sich gehen kann infolge plötzlicher Einschaltung größerer Gruppen, ein anderes Mal dagegen allmählich erfolgt, wenn nämlich sehr kleine Gruppen oder gar Einzelaktionen in langsamer Folge sich anlagern. Das Ende des gesamten Aktionsbildes fällt dementsprechend einmal schroff, das zweite Mal sehr flach ab.

* Es sei bemerkt, daß diese Gruppierung nichts zu tun hat mit der von *Erlanger* und *Gasser*[13] eingeführten Einteilung in A-, B-, C- bzw. α-, β-, γ-Gruppen. Die hier besprochenen Minimalaktionen sind in derem Sinne alle α-Aktionen.

Hierin liegt auch eine technische Schwierigkeit, insofern dadurch das Ende der Aktion nicht mehr exakt bestimmbar ist. Diese Bestimmung ist ohnehin schon erschwert durch das lange Nachpotential, das jeder Aktionsstrom, auch der einer Einzelfaser *(Erlanger* und *Blair*[14]*)* besitzt. Um diese Ungenauigkeit zu umgehen, sind *Gasser* und *Erlanger*[15] so vorgegangen, daß sie solche Zeiten ausgemessen haben, bei denen das Potential auf 5% seines maximalen Wertes abgefallen war. Für hohe Aktionsströme, die keine Gipfel und Buckel mehr zeigen, hat diese Methode etwas für sich, für die hier in Frage kommenden kleinen und vielgestaltigen Ströme ist sie nicht zulässig. Denn wie oben dargelegt, ist es ja das Eigentümliche des Schwellengebietes, daß der Höchstwert der Aktion in gar keinem Zusammenhang zu stehen braucht mit dem Schlußabfall, daß also der Wert von 5% des Höchstgipfels für den Abstieg einen willkürlichen Wert bedeutet. Nun könnte die Methode so modifiziert werden, daß man als maßgebenden Gipfel den letzten wählte. Doch auch in diesem Falle ist die Bestimmung fehlerhaft, wie man sofort erkennt, wenn man die extremen Fälle betrachtet, daß: 1. eine große Gruppe geschlossen das Ende einnimmt oder 2. viele Einzelaktionen nacheinander auslaufen. Im Fall 1 ist der Abfall steil und der Unterschied der Zeiten des 5%-Endes vom wirklichen Ende ist klein; im Fall 2 ist der Abfall flach, das Steigungsmaß der Kurve also entsprechend klein und die Diskrepanz zwischen 5%-Grenze und wirklichem Ende groß geworden. Die auf diese Weise gewonnenen Werte können also nicht miteinander verglichen werden. (In den Kurven dieser Arbeit ist der Fehler dadurch möglichst herabgedrückt worden, daß jeder Aktionsstrom stets mit der für ihn höchstzulässigen Verstärkung geschrieben wurde.)

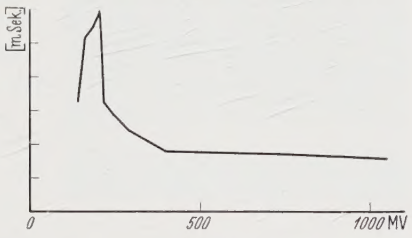


Abb. 3.
Gesamtdauer als Funktion der Reizspannung. Gleichstromreiz. Ableitung reizfern.

Die Abhängigkeit der Gesamtdauer von der Reizspannung wird typisch wiedergegeben in Abb. 3. Bei Schwellenspannung ist die Zahl der erregten Fasern gering (manchmal glaubt man ihre Zahl direkt ablesen zu können), die Dauer der Aktion ist aber trotzdem nicht minimal, da die Latenzzeiten dieser Fasern als Ladezeiten im stark gekrümmten Teil der Ladekurve (vgl. Abb. 1) beträchtliche Unterschiede aufweisen. Nur falls wirklich eine einzige Faser erregt würde, wäre die Zeit minimal. Steigert man jetzt den Reiz in ganz kleinen Stufen, so nehmen immer mehr Fasern an der Aktion teil und bedingen durch ihre stets längere Latenz eine primäre Verlängerung der Gesamtdauer. Bald aber kommt ein zweiter Faktor hinzu. Die zuerst erregten Fasern befinden sich nämlich bei höheren Reizen nicht mehr im stark gekrümmten Teil der Ladekurve, sondern sie treten mehr und mehr in deren steil ansteigenden Anfangsteil über, so daß ihre Latenzen sich einander angleichen. Dieser zweite Prozeß, der wieder den Exponentialgesetzen gehorcht, läuft also von vornherein dem ersten entgegen. Sobald das Maximum der Kurve erreicht ist, beherrscht er das Bild.

Allerdings muß betont werden, daß dieser eindeutige Verlauf auch bei einwandfreien Versuchsbedingungen nicht immer zu beobachten ist. Insbesondere bei Ableitungen, die sehr fern dem Reizort gewählt werden, treten Abweichungen von

diesem Verhalten auf, die die Gesetzmäßigkeit verschleiern können. Doch ist fast immer der grundsätzliche Verlauf erkennbar, daß zuerst eine Verlängerung der Zeiten bis zu einem Maximum erfolgt, das bei verhältnismäßig niedrigen Reizstärken liegt, worauf sekundär die Zeiten bis zu einem konstanten Wert absinken.

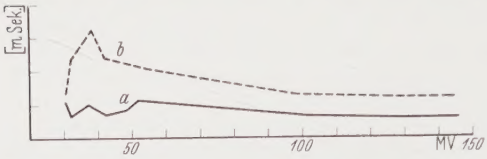


Abb. 4. Kurve a Anstiegszeit als Funktion der Reizspannung. Gleichstrom. Reizferne Ableitung. Kurve b Verlauf der Werte der Gesamtdauer zum Vergleich. Beide Kurven entstammen der gleichen Versuchsreihe.

c) Anstiegszeit.

Die einfachen Verhältnisse der Ladekurve, deren Anwendung bei der Betrachtung von Latenz und Gesamtdauer so sehr zur Klärung beigetragen hatte, lassen erwarten, daß auch in der Folge der Anstiegszeiten eine gleichartige Gesetzmäßigkeit zu entdecken sein muß. Bei Schwellenreizen müßten die großen Latenzunterschiede ja zunächst eine lange Anstiegszeit erzeugen: bei höheren Reizen rücken die Latenzen zusammen, also müßten die Zeiten abnehmen. Es bedeutete eine gewisse Enttäuschung, bei der Auswertung aller Versuchsreihen sämtlicher angewandter Reizarten feststellen zu müssen, daß eine solche Gesetzmäßigkeit zweifellos *nicht* vorliegt. Wohl sind die Anstiegszeiten in den meisten Fällen im Schwellengebiet länger als in dem der maximalen Reize, auch führen sie zum Schluß zu einem konstanten Wert, eben der Anstiegszeit der Maximalaktion; von einer systematischen Veränderung kann jedoch keine Rede sein. Die Kurve a in Abb. 4 demonstriert dieses Verhalten: die Werte bewegen sich sprunghaft auf und ab in einem Grade, der nicht mehr nur durch die natürliche Fehlerstreuung erklärt werden kann. Die Ursache für dieses atypische Verhalten zeigt Abb. 5. In den 3 Kurven der Abb. 5 sieht man je 2 Gipfel, die sich in ihrer Lage offenbar entsprechen. Doch während in der obersten Kurve der erste Gipfelpunkt das Maximum

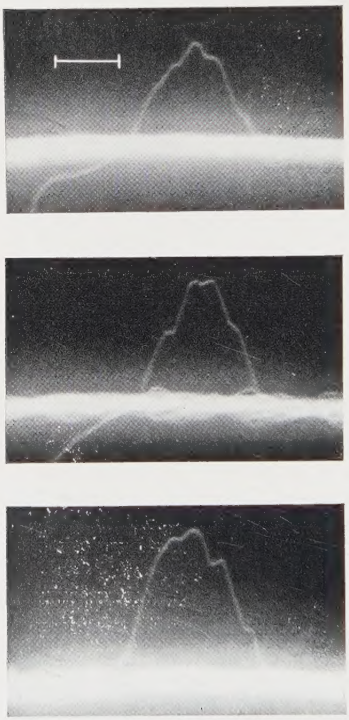


Abb. 5. 3 unmittelbar aufeinanderfolgende Aktionsströme einer Serie mit schwachen Gleichstromreizen. Die Reizspannung ist beim oberen Bild am geringsten, beim unteren am höchsten. Die Unterschiede der Reizspannungen betrugen jeweils nur ungefähr 2 mV. Zeitmarke 1 mSek. gilt für alle 3 Bilder.

der Aktion darstellt, hat er in der mittleren etwa die gleiche Höhe des zweiten, um in der unteren Kurve sogar tiefer zu liegen als der zweite. Das Maximum ist in diesem Falle über die Aktionskurve hinweggewandert, die Anstiegszeit demnach trotz des steigenden Reizes größer geworden. Solche Umlagerungen können im Verlaufe einer Versuchsserie mehrmals stattfinden; ja, es kann vorkommen, daß dies bei mehreren Aufnahmen des *gleichen* Reizes zu sehen ist, wenngleich auch im allgemeinen bei guten Versuchsbedingungen die Bilder sich ziemlich ähnlich aufbauen. Es ist also unrichtig, bei Aktionen mit mehreren Gipfeln von einer definierten Anstiegszeit zu sprechen. Bei höheren Reizstärken verschwinden zwar die Einzelgipfel, das Maximum der Aktion tritt eindeutig hervor; doch ist auch dann seine Lage nicht maßgebend, da die Einzelwellen immer noch als vielgestaltige Buckel einmal im Anstieg, ein anderes Mal im Abstieg sichtbar sind und dadurch die Inkonstanz ihrer Bedingungen verraten. Wahrnehmbar sind solche Buckel unter Umständen noch, wenn die Höhe der Aktionswelle bereits 50% der Maximalaktion erreicht hat, insbesondere natürlich dann, wenn die Entfernung Reiz-Ableitung sehr groß und der Nerv sehr dünn oder gar zerfasert ist.

Die einzelnen Gipfel entstehen, wie schon im vorigen Abschnitt angedeutet wurde, dadurch, daß jeweils ganze Gruppen mit annähernd gleicher Latenz starten, während in den Zwischenzeiten wenig oder gar nichts am Reizort passiert. Ein gleichmäßiger Anstieg des Aktionsstromes aber würde nur dadurch zustande kommen, daß in kleinen zeitlichen Abständen immer zahlreichere Fasergruppen erregt würden. Mit anderen Worten: die Schwellenwerte der einzelnen Fasern müßten gesetzmäßig um einen Mittelwert plaziert sein. Die Art der Gesetzmäßigkeit würde dabei keine ausschlaggebende Rolle spielen, es könnten beispielsweise die Gesetze der Statistik zugrunde liegen, wie das bei den meisten analogen Vorgängen in der anorganischen Natur der Fall ist. Aber da solche statistischen Anordnungen im Nerven nicht vorliegen, sondern eine völlig willkürlich erscheinende Gruppierung auftritt, so hat es keinen Sinn, von *der* Anstiegszeit eines Aktionsstromes zu sprechen, solange die Gruppen nicht zusammenfallen (wie bei der Aktion des Maximalwertes).

Die Verhinderung der erwarteten Gesetzmäßigkeit ist somit an sich schon durch Vorgänge am Reizort klargelegt. Bei Abgriff reizfern kommt aber noch ein neues Moment hinzu. Während am Reizort in bekannter Weise die Faseraktionen höherer Schwelle stets später auftreten als diejenigen mit niederer Schwelle, kann sich bei reizfernem Abgriff die Reihenfolge weitgehend verschoben haben. Zur Deutung dieser Umlagerung betrachte man die schematische Zeichnung eines Nervenbündels (Abb. 6) mit den Stromlinien des Reizes. Es mögen darin unter anderem Fasergruppen mit der Schwelle I und der Schwelle II vorhanden sein. Es soll jetzt einmal das Verhalten der Gruppen studiert werden, die in der Gegend des größten Spannungsgradienten (also in der Abb. 6a oben) verlaufen; sodann das der Gruppen unten, im Gebiet eines kleinen Gradienten. Bei steigenden Reizen wird zuerst erregt die Gruppe I oben, als zweite möge Gruppe II oben folgen (was dann der Fall ist, wenn der Spannungsgradientenunterschied zwischen oben und unten größer ist als der Schwellenunterschied zwischen I und II). Demnach folgt jetzt als dritte Welle Gruppe I unten, als letzte Gruppe II unten. Am Reizort folgen sich also alle 4 Wellen gleichmäßig hintereinander, was sich auch bei Steigerung der Reizspannung nicht ändert, da das Verhältnis der Gradienten vom absoluten Werte

unabhängig ist. Sobald sich nun aber die Wellen vom Reizort entfernen, wird eine gegenseitige Verschiebung eintreten. Denn die beiden Fasergruppen I laufen mit größerer Geschwindigkeit als die Gruppen II. Die Gruppe I unten wird demnach immer näher an die Gruppe II oben heranrücken und sie unter geeigneten Bedingungen überholen können, während die erste und die letzte Gruppe sich dauernd weiter voneinander entfernen. Greift man also das Potential fern dem Reizort ab, so ist klar, daß man bei Steigerung des Reizes neue Gipfel sehen kann, deren Lage relativ zu der vorher registrierten Aktion davon abhängt, welche Gruppen im Innern des Nerven neu erregt worden sind, wie „faserreich" sie sind und welche Leitungsgeschwindigkeit sie haben*.

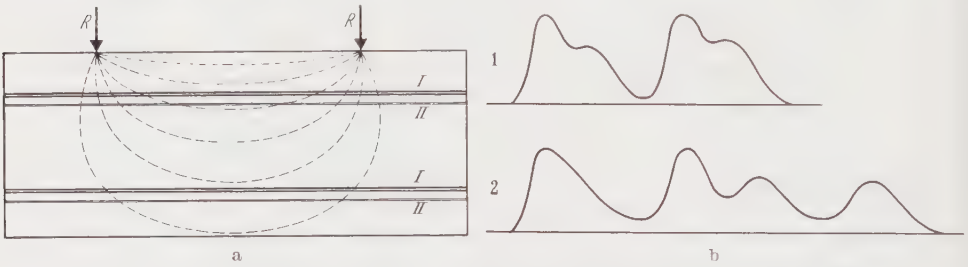


Abb. 6 a und b. Bild a Schema eines Nervenbündels. *R* Reizelektroden, *I* seien dicke Fasern mit großer Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Aktionsströme, *II* seien dünne Fasern mit entsprechend geringerer Geschwindigkeit. Die obere Gruppe wird von kurzen Stromschleifen mit hohen Spannungsgradienten, die untere von langen Stromschleifen mit geringem Gradienten getroffen. b Schema des aus den 4 Faseraktionen des obigen Nervenbündels konstruierten Aktionsstromes: 1. unmittelbar nach seinem Entstehen am Reizort, 2. reizfern abgegriffen, also einige Zeit später.

d) Maximalspannung.

Die Lage des Maximums einer Aktionskurve ist von zwei Faktoren abhängig: 1. vom Maximum der Einzelaktion und 2. von dem Zeitpunkte, an dem sich die größte Zahl von Fasern in Erregung befindet. Bei schwachen Reizen wird der letzte Einfluß überwiegen, bei stärkeren Reizen, wo die Aktionen mehr und mehr zusammenfallen, der erste.

Bei einer langdauernden Minimalaktion (bis 6 mSek.) sind am Anfang sowie am Ende stets Faseraktionen vorhanden, die längst abgeklungen sein müssen (bzw. noch nicht beginnen), wenn der Höhepunkt der Erregung besteht. Je höher aber der Reiz steigt, je mehr also die Einzelaktionen synchron verlaufen, umso stärker wird auch die Wirkung der gemeinsamen „Zusammenarbeit", so daß im idealen Endzustand jede beteiligte Faser an der Höhe der Gesamtaktion ihren Anteil hat. Für die maximalen Spannungswerte der Aktionen bei steigendem Reiz ergibt sich rein anschaulich aus diesem Befunde, daß die Zunahme dieser Spannungen in Schwellennähe langsamer erfolgen muß als bei starken Reizen. Über die Zahl der reagierenden Fasern in Abhängigkeit von der Reizstärke liegen die Untersuchungen von *Pêcher*[21]

* Diese Verhältnisse zeigen, daß exakte Zahlenwerte für die Anstiegszeiten untermaximaler Aktionen keine Bedeutung haben. Wohl definiert ist allein die Anstiegszeit des Maximalreizes, die in unseren Kurven, bei etwa 18° C, zwischen 0,5 und 1,8 mSek. schwankte und damit in der Größe der aus der Literatur bekannten Zeiten liegt (*Matthews*[17], *Rosenberg*[18, 19], *Gasser* und *Erlanger*[20]). Als kleinste Anstiegszeit einer Minimalaktion ist 0,3 mSek. mit Sicherheit gemessen worden.

vor, aus denen hervorgeht, daß eine Beteiligung im Sinne der Zufallsgesetze vorliegt. Für die Maximalspannung als Summe der Spannungen der Faseraktionen ergibt sich daraus die mathematische Folgerung, daß sie in Form der integralen Kurve der statistischen Variationsreihe verlaufen muß. Kurven dieser Art, die eine schräg S-förmige Gestalt haben, wurden bereits von *Rosenberg*[19] empirisch gefunden und diskutiert. Die Messungen an den dieser Arbeit zugrunde liegenden Versuchsreihen ergaben prinzipiell ebenfalls einen solchen Verlauf. Doch zeigten sich im Anfangsteil der Kurven oftmals ganz erhebliche Abweichungen von der theoretischen Form, die nicht nur der im Anfang stärkeren Fehlerstreuung entstammen konnten, da sie durchaus in systematischer Weise auftraten (vgl. Abb. 7). Typisch ist dabei, daß die Deformierung der Kurve sich im Sinne einer Verkleinerung der Anfangswerte ausprägt. Zur Erklärung ist zu sagen, daß hier wahrscheinlich die oben betonte mangelhafte „Zusammenarbeit" der Fasern bei geringen Reizen seinen Ausdruck findet. Vielleicht ist daneben auch noch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß ein Zusammenhang mit der Verteilung des Spannungsgradienten im Nerven besteht (s. S. 545 und Abb. 6). Denn auch eine solche Annahme würde dem Richtungssinn der Abweichungen durchaus gerecht werden.

Die gemessenen Höchstwerte bei Maximalaktionen schwanken bekanntermaßen je nach der Art des Nerven; der in der Literatur angegebene Höchstwert von 30 mV wurde in keinem Falle überschritten.

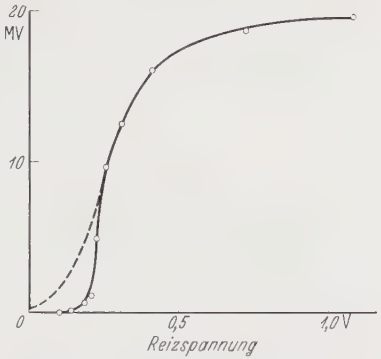


Abb. 7. Maximalspannung der Aktionsströme als Funktion der Reizspannung. Die ausgezogene Kurve entspricht den gemessenen Werten. Die gestrichelte Linie deutet im unteren Teil den Verlauf einer rein statistischen Kurve an.

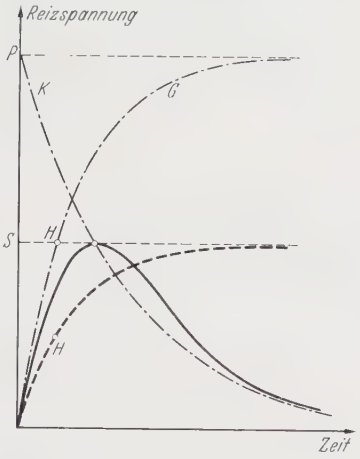


Abb. 8. Vergleich der schematischen Ladekurven bei Kondensatorreizung (ausgezogen) und Gleichstrom (dick gestrichelt). Die Schwellenspannung S wird von beiden Kurven gerade erreicht. P ist die Ladespannung des Reizkondensators, K die Kondensatorstromkurve, wie sie ohne Nervenkapazität verlaufen würde. Die zweite strichpunktierte Kurve G zeigt an, wie die Ladekurve bei konstanter Gleichspannung P verlaufen würde. H ist die Halbwertzeit der Gleichstromladekurven.

Die Aktionsströme bei verschiedenen Reizarten.

a) Kondensatorstoß.

Die Wirkung eines in den Reizkreis eingeschalteten Kondensators besteht darin, daß die in Ausbildung begriffene Ladekurve des Nervenkondensators durch den dauernden Abfall der an ihm liegenden Spannung gewissermaßen zurückgehalten und schließlich wieder vollkommen auf die Nullinie zurückgebracht wird (s. Abb. 8). *Schmitz* und *Schaefer*[23] stellten die genaue Form solcher

Ladekurven oszillographisch dar und analysierten sie. Von den Ergebnissen ihrer Untersuchungen sind an dieser Stelle zwei von Wichtigkeit: 1. Die Kondensatorkurve, die eine gegebene Schwellenspannung gerade erreichen soll, steigt steiler an als die entsprechende Gleichstromkurve, von der ein Gleiches verlangt wird. Denn die Ladespannung des Kondensators muß ja entsprechend höher gewählt werden, damit die Ladekurve die Schwelle überhaupt erreicht. 2. Der asymptotische Teil der Ladekurve kommt beim Kondensatorreiz in Fortfall, die Spannung sinkt nach einem ziemlich energischen Knick wieder nach unten ab. Demzufolge muß die Aktion in Schwellennähe zwei neue Eigenschaften haben: einmal muß ihre Latenz verkürzt sein durch den steileren Anstieg, und zweitens

Abb. 9.

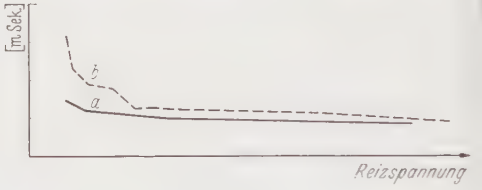


Abb. 10.

Abb. 9. Verlauf der Gesamtdauer in Abhängigkeit vom Reiz: a bei Kondensatorreiz, b bei Gleichstromreiz. Kurve *c* zeigt den Verlauf der Anstiegezeiten bei Kondensatorreizung. Alle Aufnahmen am gleichen Präparat.

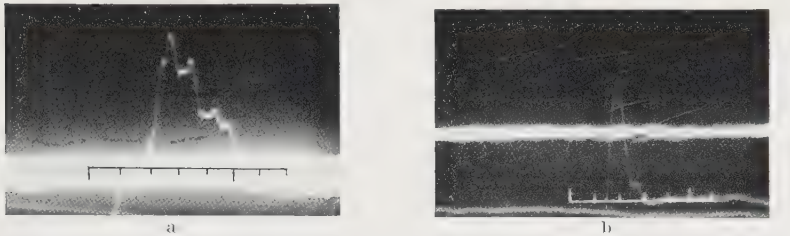
Abb. 10. Latenzzeiten in Abhängigkeit vom Reiz: a Kondensatorreiz, b Gleichstromreiz. Gleiches Präparat wie Abb. 9.

wird auch die Gesamtdauer abnehmen, da deren Länge beim Gleichstromreiz durch die im asymptotischen Teil der Ladekurve liegenden Fasern hervorgerufen wurden. Die Erregung dieser letzteren Fasern wird nunmehr erst bei etwas stärkeren Reizen erfolgen, doch sind die Schwellenpunkte dann in den steilen Teil der Kurve gerückt, so daß sie auch in diesem Fall die Aktion nicht mehr wesentlich dehnen können.

Der empirische Befund läßt deutlich die beiden Faktoren erkennen. Beim äußerlichen Betrachten der mit Kondensatorreizen erhaltenen Aktionskurven fällt sofort auf, daß sie gegenüber den entsprechenden Gleichstromkurven wesentlich ausgeglichener aussehen; die Zahl der einzelnen Gipfel und Buckel ist vermindert und die Aktion ist stets *verkürzt*. Man hat geradezu den Eindruck, daß die lange und buckelige Gleichstromaktion nach ihrem ersten Maximum abgehackt worden sei (Abb. 11). In der graphischen Darstellung (Abb. 9a) findet das dadurch seinen Ausdruck, daß die Kurve der Gesamtdauer ohne allzu große Schwankungen ziemlich parallel der Abszisse verläuft, während die dazugehörige Gleichstromkurve (b) die typische, bereits beschriebene Form mit einem Maximum am Anfang und dem exponentiellen Abfall im weiteren Verlauf zeigt. Gleichzeitig findet sich in Abb. 10 auch der andere Punkt unserer Voraussage bestätigt: die Latenzen sind verkürzt.

Und zwar besteht die Verkürzung für alle Reizstärken, erst bei den Maximalwerten sieht man verständlicherweise eine Annäherung der Latenzen von Gleichstrom- und Kondensatorreiz. Bei den Anstiegszeiten ist das Stadium der sprunghaften Änderung, wie es der Gleichstromreiz zeigte (Abb. 4), wenig ausgesprochen und rascher beendet, die Zeiten im übrigen ziemlich konstant (Abb. 9c).

Über den quantitativen Grad der Abweichungen beim Kondensatorreiz entscheidet die Kapazität des eingeschalteten Kondensators; im Falle des Froschischiadicus sind die Unterschiede bei 0,5 μF gegenüber Gleichstromaktionen noch kaum wahrnehmbar, bei 0,1 μF werden sie deutlich meßbar, um bei 0,01 μF stark ausgeprägt zu erscheinen. (Parallelwiderstand am Nerven immer 3000 Ω.) Die Schwellenspannung rückt dabei auf das 5fache der Gleichstromschwelle und mehr



a b

Abb. 11a und b. Vergleich zweier Aktionsströme bei Gleichstromreiz (*a*) und Kondensatorreiz (*b*) mit schwachen Reizen erzeugt. Reizferne Ableitung. Hohe Verstärkerempfindlichkeit. (Die störende weiße Linie in Bild b gibt die ursprüngliche Lage der Abszisse an, deren Niveau sich nach Einschaltung der Reizkapazität verschoben hat.) Zeitmarkierung in mSek.

herauf. Die Latenzzeiten, gemessen in 15 mm Entfernung vom Reizort, stiegen bei 0,01 μF nie über 1,5 mSek. (die höchsten Werte bei Gleichstrom waren bis 4,2 mSek.), die Gesamtdauer blieb stets unter 1,8 mSek. (bei Gleichstrom Zeiten bis 6,0 mSek.). Die beiden in Abb. 11 reproduzierten Aktionsströme, die jeweils die längsten Zeiten je einer Serie von Gleichstrom- und Kondensatoraktionen aufwiesen, veranschaulichen die charakteristischen Verschiedenheiten recht deutlich.

b) Induktorschlag.

Die Reizspannungskurve bei Induktorschlägen hat ganz ähnlichen Verlauf wie diejenige der Kondensatorreize (vgl. *Schaefer* und *Schmitz*[23]). An sich ist zwar der Anstieg jeder Induktionsspannung niemals ein senkrechter, also kann auch die Ladekurve des Nervenkondensators nie so schnell ansteigen, als wenn die maximale Induktionsspannung ihm sofort angelegen hätte. Da diese jedoch sogleich nach Erreichung des Maximums wieder abfällt in ähnlicher Weise wie beim Kondensatorreiz, so muß praktisch auch hier die Schwellenspannung erheblich höher liegen als beim Gleichstromreiz, um die ersten sichtbaren Schwellenaktionen zu erhalten. Somit verläuft die Reizkurve in den Fällen, wo sie wirklich zur Auslösung der Aktion führt, wiederum im Anfang relativ steil bis zu einem Maximum und von da ab langsamer zur Abszisse zurück. Voraussetzung ist dabei allerdings, daß die induktive Verzögerung

keine allzu großen Werte annimmt, d. h., daß die Selbstinduktion des verwandten Induktionsapparates nicht übermäßig groß ist*.

In der Tat findet man experimentell die beim Kondensatorreiz beschriebenen Abweichungen in ausgesprochenem Maße wieder. Die hier mit Hilfe eines selbsthergestellten Transformators erzeugten Induktionsstöße riefen Aktionsströme hervor, die schon in Gegend der Schwelle äußerst kurze Zeiten von Latenz und Gesamtdauer erkennen ließen. Bei Verfolgung einer Aufnahmeserie von Schwelle bis zum Maximum ist eine systematische Abnahme der Werte kaum noch zu ersehen, wie Abb. 12 lehrt. Die Induktionsspannung muß also hier von vornherein so hoch sein, daß nahezu alle Fasern synchron erregt werden, wenn sie eben überhaupt erregt werden. Die hohe Spannung hätte zwar auch noch

a b

Abb. 12a und b. Induktorreizung. Verlauf von Latenz (*a*) und Gesamtdauer (*b*) bei zunehmender Reizspannung. Reizferne Ableitung.

zur Erregung der übrigen Fasern genügt, doch lag sie infolge des raschen Abfalls zu einer Zeit, die diese zu ihrer Aufladung benötigt hätten, gar nicht mehr an. In der *Gestalt* der Aktionen findet das seinen Ausdruck, indem alle Unregelmäßigkeiten wie Zacken und Buckel wenig ausgeprägt sind. Bei den hier aufgenommenen Kurven war eine völlig gleichmäßige Form (also das Bild der idealen Faserreaktion) eigentlich immer erreicht, wenn die Höhe etwa 2% von derjenigen der Maximalaktion betrug. (Der entsprechende Wert bei Gleichstromreizen war 20—50%.)

c) Einschleichende Reize.

Unter den verschiedenen elektrischen Veränderungen, die einschleichende Reize am Nerven hervorrufen, sind es zwei, die einen wesentlichen Einfluß auf die Gestaltung des Aktionsstromes haben: die Erhöhung der Schwelle und die Verzögerung der Aufladung. Was die Schwellenerhöhung betrifft, so können quantitative Beziehungen aus den einfachen Ladegesetzen des Nervenkondensators, die bei allen vorigen Untersuchungen als theoretische Grundlage vollauf genügten, nicht abgeleitet werden. Einen Ausweg aus dieser Schwierigkeit brachte *Hill*[24] mit der Einführung seiner Akkommodationsgleichung in die Erregungstheorie des Nerven.

* Die von den Ergebnissen dieser Arbeit erheblich abweichenden Befunde von *Schaefer*, Erg. Physiol. **36**, 188f. (1934), sind wohl darauf zurückzuführen, daß er zu hohe Selbstinduktionen (er verwandte ein gewöhnliches Schlitten· induktorium) im Kreise liegen hatte.

Nimmt man eine solche Akkommodation als bestehend an, so müßten die Schwellenwerte der Ladekurve in der bisher betrachteten einfachen Form (Abb. 1) eigentlich alle eine Korrektur erfahren. Doch ist der absolute Betrag dieser Korrektur bei allen bisher behandelten Reizarten infolge der sehr großen Zeitkonstante λ der *Hill*schen Akkommodationsgleichung so gering, daß er vernachlässigt werden kann. Die Ergebnisse der vorigen Abschnitte werden hierdurch also nicht wesentlich berührt. Bei einschleichenden Reizen, wo die Zeitkonstante der Ladekurve künstlich verlängert wird und sich damit der Größenordnung von λ nähert, muß jedoch die Veränderung der Schwellen deutlich wirksam werden. Eine genaue experimentelle Nachprüfung der quantitativen Verhältnisse der

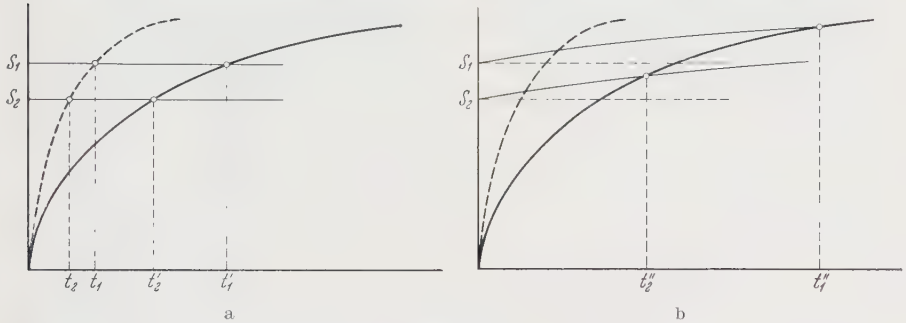


Abb. 13 a und b. Veränderung der Membranladekurve bei einschleichendem Reiz. Bild a Darstellung der verzögeren Aufladung. Die zeitlichen Verhältnisse werden für die beiden Schwellenwerte S_1 und S_2 bestimmt. Ihre Schnittpunkte mit der Ladekurve für Gleichstrom (dick gestrichelt) zeigen die geringste zeitliche Differenz t_1—t_2, während die Schnittpunkte mit der Ladekurve des einschleichenden Reizes (dick ausgezogen) weiter auseinanderliegen (t'_1—t'_2). b Die zusätzliche Wirkung der Akkommodation. Die Schwellenwerte steigen exponentiell an (dünn ausgezogen), ihre Schnittpunkte mit der Ladekurve ergeben einen noch größeren zeitlichen Unterschied (t''_1—t''_2).

veränderten Ladekurve gehört nicht in den Rahmen dieser Arbeit. Versuche dieser Art sind bereits von *Hill*[24] und *Solandt*[25, 26] gemacht worden. Von Bedeutung für die Gestalt der Aktion sind vielmehr nur folgende Punkte, die durch Abb. 13 gut verständlich werden:

1. Die Latenz wird primär durch verzögerte Aufladung vergrößert (Abb. 13a).

2. Die Latenz wird sekundär durch die Erhöhung der Schwelle infolge der Akkommodation noch weiter vergrößert (Abb. 13b). Die Reizspannung muß „hinter der Schwelle herlaufen".

3. Der langsame Anstieg der Ladekurve bewirkt, daß die Schwellenpunkte der einzelnen Fasern weiter auseinanderliegen. Die Aktion wird deshalb länger werden müssen (Abb. 13a). Auch dieser Effekt wird durch die sich überlagernde Akkommodationswirkung noch besonders verstärkt (Abb. 13b).

Die quantive Abhängigkeit dieser Veränderungen ist experimentell durch die Größe des Einschleichkondensators und der im Reizkreise liegenden Widerstände bestimmt (vgl. *Schriever*[6, 27]).

Bevor nun im folgenden auf die Ergebnisse der Messungen eingegangen wird, soll das Originalbild einer Einschleichaktion zum Vergleich

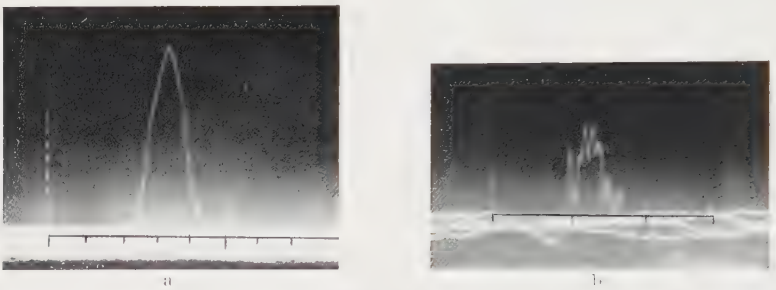


Abb. 14a und b. Vergleich zweier Aktionsströme bei Gleichstrom (a) und bei einschleichendem Reiz (b). Beide Aufnahmen am gleichen Nerven bei hohem, aber nicht maximalem Reiz. Reizferne Ableitung. Zeitmarkierung in mSec für Bild a, in 5 mSec für Bild b.

mit dem entsprechenden Bild bei Gleichstromreiz gezeigt werden (Abb. 14). Neben der vergrößerten Latenz fällt sofort die Unregelmäßigkeit und vielfache Zackenbildung auf, sowie die längere Dauer. Diese Zacken zeigen sich nicht nur in Gegend der Schwelle, sondern sie sind noch bei viel stärkeren Reizen vorhanden, manchmal (bei sehr großen Einschleichkondensatoren) noch bei Aktionen, die fast die Höhe der Maximalaktion erreicht haben. Sie erklären sich einmal natürlich durch die verlängerte Dauer, wodurch die Gruppen weiter auseinandergezogen werden, andererseits aber wohl auch dadurch, daß die Heraufsetzung der Schwelle nicht bei allen Aktionen in gleichem Maße erfolgt, so daß also eine weitere Aufsplitterung der vorher noch ziemlich synchronen Gruppen eintritt. Endlich besteht auch noch die Möglichkeit, daß es sich bei den höheren Reizen zum Teil bereits um hinzutretende Zacken eines *Schließungstetanus* handelt. Der allgemeine gesetzmäßige Verlauf in der Folge der Latenzzeiten und der Gesamtdauer ist jedoch auch beim einschleichenden Reiz gewahrt geblieben. Die Werte der Latenz innerhalb einer Versuchsserie nehmen in der bekannten Weise ungefähr exponentiell ab, nur verläuft die Kurve entsprechend flacher und natürlich in absolut höheren

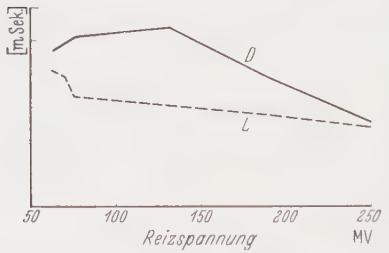


Abb. 15. Einschleichender Reiz. Latenzzeit (*L*) und Gesamtdauer (*D*) in Abhängigkeit von der Reizspannung. Reizferne Ableitung.

Werten (Abb. 15). Die Zeiten der entsprechenden Gleichstromaktionen werden auch bei maximaler Erregung niemals erreicht. Entsprechendes gilt für die Daten der Gesamtdauer. Zuerst sieht man hier wieder ein Ansteigen bis zu einer in diesen Fällen oft recht beträchtlichen Dauer, von wo ab die langsame Verkürzung einsetzt. Es wurden unter anderem Zeiten bis zu 13 mSec gemessen (bei einem Kondensator von 2 μ F und einem Widerstand von 10000 Ω). Die Latenzzeiten waren in einigen Fällen 6 mSec und darüber. Allerdings muß gesagt werden, daß solche extrem hohen Werte nur bei reizferner Ableitung gefunden wurden, bei der sich, wie an früherer Stelle erläutert wurde, alle derartigen Verzögerungen stärker auswirken. Grundsätzlich jedoch war das oben geschilderte Verhalten auch bei Ableitung am Reizort in allen Fällen sicher nachweisbar. Besondere Beachtung verdient übrigens noch die Maximalspannung, deren Werte bei einschleichenden Reizen fast stets kleiner waren als die entsprechenden Gleichstromwerte des gleichen Nerven. Diese auffällige Tatsache, die bei den übrigen Reizarten durchweg nicht zu beobachten war, muß berücksichtigt werden, wenn man Aktionsströme gleicher Höhe, aber durch verschiedenartige Reize erzeugt, miteinander vergleichen will. Sie zeigt, daß es praktisch unmöglich ist, mit einschleichenden Reizen eine Synchronisation aller Faseraktionen zu erzielen.

Quantitative Beobachtungen über die positive Nachschwankung.

Während der frisch präparierte Nerv bei monophasischer Ableitung eine rein negative Aktionswelle zeigt, tritt bekanntlich beim Altern oder nach exzessiv hohen und häufigen Reizen eine positive Nachschwankung auf (*Garten*[28], *Schmitz* und *Schaefer*[29, 2]). Die Schwankung fällt besonders auf, wenn starke Reize zur Anwendung kommen, so daß die Frage entstand, ob die Positivität wirklich nur durch hohe Reizspannung ausgelöst würde, oder ob eine solche Erscheinung nur vorgetäuscht wäre durch die bei hohen Reizen eben im Ganzen größere Aktion. Zur Nachprüfung wurde am gleichen Nerven eine Aktion einmal durch geringen, dann durch sehr starken Reiz ausgelöst und durch passende Wahl der Verstärkungsziffer im Oszillographeneingang dafür Sorge getragen, daß die Höhe der Aktion in beiden Fällen annähernd gleich groß geschrieben wurde. Dies Verfahren bewies, daß in einer gewissen Zahl der Fälle das Verhältnis von positiver zu negativer Phase tatsächlich gleich war*. Dabei ergaben sich jedoch noch einige Besonderheiten. Es zeigt sich nämlich, daß die Nachschwankung, wenn der Nerv noch nicht zu alt ist (bis 4 Stunden), in vielen Fällen sofort wieder zum Verschwinden gebracht werden kann, wenn man die Verletzungsstelle neu quetscht. Bei höherem Alter aber trat eine positive Welle auf, die mit keinen Mitteln mehr zum Verschwinden zu bringen war. (Es gab Fälle, bei denen ein solches Verhalten schon eine halbe Stunde nach der Präparation begann.) Das Eigentümliche ist nun, daß bei diesen „irreversiblen Fällen" die Nachschwankung stets erst bei höheren Reizen sichtbar wurde, oder vorsichtiger gesagt: die Nachschwankung wurde, wenigstens bei den

* Man muß allerdings dabei berücksichtigen, daß man im Falle sehr kleiner Reize Durchschnittswerte der positiven Welle nehmen muß, da sich die bekannten Unregelmäßigkeiten in Schwellennähe naturgemäß auch auf die positive Nachschwankung übertragen und ein ebenso wechselvolles Bild dort hervorrufen. Deshalb wurden hier für jede Reizstärke stets mehrere Aufnahmen gemacht.

hier beobachteten irreversiblen Prozessen dieser Art, bei geringen Reizen nicht in der Größe gesehen, wie es einem proportionalen Anwachsen im obig angegebenen Sinne entsprochen hätte.

Diese experimentelle Unterscheidung einer „reversiblen" und einer „irreversiblen" positiven Nachschwankung legt die Vermutung nahe, daß es sich hier wohl wirklich um zwei verschiedene Prozesse handelt, die sich im Nerven abspielen. Bei den irreversiblen Fällen liegen anscheinend Polarisationsänderungen zugrunde, wie sie oben bereits erwähnt wurden, oder vielleicht solche Vorgänge, wie sie beim „Konzentrationseffekt" (*Schmitz* und *Schaefer*[30]) in Erscheinung treten, Änderung der Ionenwanderungsgeschwindigkeit oder andere chemische Prozesse. Bei den „reversiblen" Nachschwankungen dagegen möchte ich annehmen, daß sie der Ausdruck sind von regelrechten diphasischen Aktionsströmen einiger Fasern, die sich nach der Verletzung im Laufe der Zeit wieder regeneriert haben.

Über die Latenz im polarisierten Nerven.

Obschon Untersuchungen am polarisierten Nerven eigentlich nicht zum Thema dieser Arbeit gehören, sollen doch einige Ergebnisse kurz mitgeteilt werden, die sich auf Grund der kürzlich von *Eichler*[31] berichteten Versuche ergaben. *Eichler* fand durch Beobachtungen am Nerv-Muskelpräparat, daß die „Gesamtlatenz" (d. i. die Latenz vom Reizbeginn bis zum Sichtbarwerden der Muskelzuckung) im Anelektrotonus (im folgenden kurz AET.) bis 200% Zunahme, im Kathelektrotonus (KET.) bis 35% Abnahme erfahren kann. Die entsprechenden absoluten Werte, die im folgenden zum Vergleich besser gebraucht werden können, betrugen: Zunahme bis zu etwa 60 mSec im AET., Abnahme bis etwa 5 mSec im KET. Diese Angaben beziehen sich zwar auf Temperaturen um 10° C, doch zeigen einige bei Zimmertemperaturen angestellte Versuche, daß die Resultate wenigstens größenordnungsmäßig bestehen bleiben. Zweck der hier ausgeführten Nachprüfung war, festzustellen, ob die von *Eichler* gefundenen Latenzunterschiede bereits unmittelbar am Reizort an dem dort sich entwickelnden Aktionsstrom zu beobachten wären, ob sie sich durch sehr verschiedene Leitungsgeschwindigkeiten nachher ausbilden würden, oder ob sie sich gar erst an der Übergangsstelle von Nerv zum Muskel in ihrer vollen Stärke zeigen. Dabei ist vorauszusagen, daß sich die Verminderung von 5 mSec im KET. auf keinen Fall am Reizort ausbilden kann, da die Latenz dort von vornherein nur 1—2 mSec beträgt.

Die Versuche wurden zunächst begonnen am Nerv-Muskelpräparat in der *Eichler*schen Anordnung, also mit mechanischer Zuckungsschreibung. Bei diesen im Oktober angestellten Experimenten ergab sich, daß zwar bei einigen Präparaten der erwartete Effekt prompt eintrat, auch in der Größenordnung, die *Eichler* angibt. Der Effekt war jedoch *nicht konstant*, in einigen Versuchen war er überhaupt nicht festzustellen. Als die Versuche, die im Oktober aus äußeren Gründen abgebrochen wurden, im Dezember wieder aufgenommen wurden, zeigte sich, daß nunmehr keines der beobachteten Präparate eine derartige Latenzänderung aufwies (es wurden 16 frisch aufgebaute Versuche an 8 verschiedenen Präparaten, R. escul. und

R. temp., gemacht!). Dabei wurde mit 4 verschiedenen Methoden nach dem Effekt gefahndet: Registrierung des Nervenaktionsstromes am Reizort, dann fern dem Ort der Reizung, dann Aufnahme des Muskelaktionsstromes, endlich die mechanische Zuckungsschreibung. Die Meßgenauigkeit war bei den ersten drei Methoden so groß, daß der Effekt, selbst wenn er nur $^1/_2$% des von *Eichler* gefundenen Maximalwertes betragen hätte, schon deutlich auf dem Schirm des Oszillographen hätte sichtbar sein müssen. Auch das Myogramm war so geschrieben, daß eine auf 1 mSec genaue Schätzung möglich war. Die oszillographischen Methoden waren so, daß bei jeder der drei Ableitungen (reiznah, reizfern, Muskel) einmal die Schwellen-, dann eben maximale Aktionen aufgenommen wurden, wobei zu bemerken ist, daß man letzteren aus den im ersten Teil der Arbeit besprochenen Gründen den Vorzug geben muß. Die Höhe des Elektrotonus wurde beim KET. von 0—1,0 V, beim AET. von 0—1,5 V variiert, bei den meisten Aufnahmen wurden die nach *Eichler* günstigsten Werte von 0,3 V beim KET. und 0,6 V beim AET. genommen.

Einige der Meßergebnisse seien in Tabelle 1 wiedergegeben. Die geringen abgelesenen Schwankungen lassen schwerlich eine bestimmte quantitative Gesetzmäßigkeit erkennen. In der Mehrzahl der Fälle ist zwar eine Vergößerung der Latenzen im AET. zu sehen, doch ist sie im Vergleich mit den *Eichler*schen Werten so winzig klein, daß man sie kaum als Ausdruck dieses Effektes ansehen mag. Beim KET. ist die Einwirkung noch nicht einmal qualitativ gleichbleibend. In der Tabelle erkennt man einmal Versuche, die eine Verkürzung, daneben solche,

Tabelle 1. Latenzzeiten des Aktionsstromes gegen Reizbeginn im Elektrotonus. Gleichstromreizung stets am Nerven.

		N rf	N rf	N RO	N rf	N RO	M	N rf	M	N rf
Ohne ET.	Schw.	1,8	1,4	1,2	2,8	1,8	9,0	2,1	8,0	1,2
	Max.	0,8	0,4	0,6	0,7	0,6	5,5	1,7	6,5	1,0
KET. 0,3 V.	Schw.	1,6	1,7	1,0	2,8	1,2				
	Max.	0,9	0,6	0,3	0,7	0,6				
AET. 0,6 V.	Schw.						8,0	2,1	8,0	1,5
	Max.					0,5	5,5	1,8	7,0	

Zeichenerklärung: N Nerv abgeleitet, M Muskel abgeleitet, rf reizferne Ableitung, RO am Reizort, ET Elektrotonus. Alle Zeitangaben in mSec. Zimmertemperatur.

die gar keine Veränderung und schließlich sogar einige, die eine Verlängerung der Latenzzeiten erbrachten. Hiermit steht im Einklang, daß von *Bishop* und *Erlanger*[32], *Schmitz* und *Schaefer*[33] in kathodisch polarisierten Nervenstrecken kaum eine Veränderung oder höchstens bei sehr starkem KET. eine Vergrößerung (!) der Leitungsgeschwindigkeit gesehen wurde.

Leider wurden bei den im Oktober untersuchten Nerven die genauen oszillographischen Methoden aus technischen Gründen noch nicht

angewandt, so daß das eigentliche Ziel dieser Versuche nicht erreicht ist. Da eine jahreszeitliche Schwankung nach den bisherigen Resultaten als wahrscheinlich anzusehen ist (*Eichler* stellte seine Versuche im Juli an!), ist geplant, weitere Nachprüfungen folgen zu lassen. Immerhin läßt sich schon jetzt aus dem beobachteten inkonstanten Verhalten die Schlußfolgerung ziehen, daß der Effekt nicht jene hohe Bedeutung haben kann, die *Eichler* ihm beilegt, insbesondere kann ein solcher Effekt schwerlich als wichtige Stütze einer universell gültigen Reiztheorie angesehen werden.

Zusammenfassung.

Bei verschiedenartigen elektrischen Reizen werden die Nervenaktionsströme von der Schwelle bis zum Maximum systematisch durchuntersucht. Als Bezugsgrößen werden ausgemessen: Latenzzeit, Anstiegszeit, Gesamtdauer und Maximalspannung. Es wird gezeigt, daß sich das Verhalten dieser Größen aus der Ladetheorie der Nervenerregung ableiten läßt und daß die theoretische Vorhersage für Latenz und Gesamtdauer ohne zusätzliche Annahmen vom Experiment bestätigt wird. Die für die Anstiegszeit gemessenen Werte entsprechen nicht ohne weiteres den theoretisch abgeleiteten; sie zeigen überhaupt kaum einen gesetzmäßigen Verlauf, was durch die Gruppenbildung der Faseraktionen erklärt wird. Die Kurve der Maximalspannung als Funktion des Reizstromes hat ungefähr die Form der Integralkurve der statistischen Variationsreihe, doch weichen die Werte im Anfangsteil ab: die gemessenen Werte sind meist kleiner als die theoretischen.

Als Reizarten kommen zur Anwendung: Gleichstrom, Kondensatorstoß, Induktorschlag und einschleichender Gleichstrom. Alle Messungen werden stets mit den entsprechenden Gleichstromwerten als Standardgrößen verglichen. In Übereinstimmung mit der Theorie wird festgestellt, daß bei Kondensator- und Induktorreiz die Latenz und Gesamtdauer verkürzt sind gegenüber den entsprechenden Gleichstromwerten, daß aber bei einschleichenden Reizen Latenz und Dauer verlängert sind. Die Maximalspannung bleibt bei Gleichstrom, Kondensatorreiz und Induktorschlag praktisch unverändert, bei einschleichenden Reizen pflegt sie verkleinert zu sein.

Die positive Nachschwankung wird auf zwei verschiedene Ursachen zurückgeführt: 1. eine „reversible": die Regeneration der unvollkommen gequetschten Nervenfasern, 2. eine „irreversible": ein wahrscheinlich physikalisch-chemischer Prozeß des Alterns oder der Abnutzung des Nerven.

Zum Schluß wird darauf hingewiesen, daß die Latenzänderungen im Elektrotonus keine konstante Erscheinung eines jeden Nerven sind.

Literatur.

[1] *Ebbecke, U.:* Pflügers Arch. **211**, 485 (1926); **216**, 448 (1927). — [2] *Schmitz* u. *Schaefer:* Pflügers Arch. **232**, 782 (1933). — [3] *Schmitz* u. *Schaefer:* Pflügers Arch. **233**, 229 (1933). — [4] *Schmitz, W.:* Pflügers Arch. **232**, 1 (1933). — [5] *Schaefer, Göpfert, Mou* u. *de Salamanca:* Pflügers Arch. **237**, 737 (1936). — [6] *Schriever:* Z. Biol. **91**, 173 (1931). — [7] *Schaefer, H.:* Pflügers Arch. **237**, 717 (1936). — [8] *Lapicque:* C. r. Soc. Biol. Paris **95**, 1033 (1926). — [9] *Gasser, H. S.:* Amer. J. Physiol. **81**, 477 (1927). — [10] *Gasser, H. S.:* Amer. J. Physiol. **84**, 699 (1928). — [11] *Gasser* and *Erlanger:* Amer. J. Physiol. **80**, 522 (1927). — [12] *Eichler, W.:* Z. Biol. **98**, 182 (1937). — [13] *Erlanger* and *Gasser:* Amer. J. Physiol. **90**, 338 (1929). — [14] *Erlanger* and *Blair:* Amer. J. Physiol. **106**, 565 (1933). — [15] *Gasser* and *Erlanger:* Amer. J. Physiol. **94**, 247 (1930). [16] *Gasser:* Amer. J. Physiol. **97**, 254 (1931). — [17] *Mathews, B. H. C.:* J. of Physiol. **65**, 225 (1928). [18] *Rosenberg, H.:* Pflügers Arch. **216**, 300 (1927). [19] *Rosenberg, H.:* Pflügers Arch. **223**, 582 (1929). — [20] *Gasser* and *Erlanger:* Amer. J. Physiol. **62**, 496 (1922). — [21] *Pêcher:* C. r. Soc. Biol. Paris **122**, 87 (1936). — [22] *Wassiliew* u. *Poderni:* Pflügers Arch. **235**, 194 (1935). – [23] *Schmitz* u. *Schaefer:* Pflügers Arch. **233**, 700 (1934). — [24] *Hill, A. V.:* Proc. roy. Soc. Lond. B **119**, 305 (1936). — [25] *Solandt, D. Y.:* Proc. roy. Soc. Lond. B **120**, 389 (1936). — [26] *Solandt, D. Y.:* Proc. roy. Soc. Lond. B **119**, 355 (1936). — [27] *Schriever:* Z. Biol. **93**, 123, 249 (1933). — [28] *Garten, S.:* Pflügers Arch. **136**, 545 (1910). — [29] *Schmitz* u. *Schaefer:* Pflügers Arch. **232**, 7 (1933). — [30] *Schmitz* u. *Schaefer:* Pflügers Arch. **232**, 673 (1933). — [31] *Eichler, W.:* Z. Biol. **93**, 541 (1933). — [32] *Bishop* and *Erlanger:* Amer. J. Physiol. **78**, 630 (1926). — [33] *Schmitz* u. *Schaefer:* Pflügers Arch. **232**, 713 (1933). — [34] *Schaefer:* Pflügers Arch. **237**, 722 (1936).

Seite

Göpfert, Herbert. Nervenaktionsströme in Abhängigkeit vom Reizstrom. (Mit 15 Textabbildungen) 539

Hauer, F. Wirkungsweise und Anwendbarkeit des Erythrocytometers. Nach Versuchen von J. Bayer. (Mit 8 Textabbildungen) 558

Drastich, L. und **Fr. Santavý.** Die Hämoglobinkonzentration in den roten Blutkörperchen bei neugeborenen Kaninchen. 565

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zwecks Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und in gutem Deutsch geschrieben sein. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen, hingegen können besondere Inhaltsverzeichnisse für einzelne Arbeiten nicht abgedruckt werden.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen ohne Titel der Arbeit nur mit Band-, Seiten-, Jahreszahl. Titelangabe nur bei Büchern.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Unterteil einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt und geleitet oder wer die Mittel dazu gegeben hat. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Ergebnisse der Physiologie

biologischen Chemie und experimentellen Pharmakologie

Herausgegeben von

L. Asher Bern — **A. Butenandt** Berlin-Dahlem — **L. Lendle** Münster i. W. — **H. Rein** Göttingen

Zuletzt erschien:

Einundvierzigster Band

Mit 317 Abbildungen. VI, 1031 Seiten. 1939

RM 126.—

Edgar Atzler†. Von Professor Dr. G. Lehmann.

Experimentelle Therapie des Flatterns und Flimmerns des Herzens. Von Professor Dr. U. G. Bijlsma und Dr. K. van Dongen.

Les Chémorecepteurs du Sinus Carotidien. Von Professor Dr. C. Heymans und Dr. J. J. Bouckaert.

The Hypothalamus. Von Dr. S. W. Ranson and H. W. Magoun.

Arbeitsphysiologie, II. Teil. Von Professor Dr. E. Atzler †.

Die Dynamik des arteriellen Systems. Der arterielle Blutdruck und seine Komponenten. Von Professor Dr. K. Wezler und Dr. med. habil. A. Böger.

Der Mechanismus der Wärmeregulation. Von Dozent Dr. med. habil. R. Thauer.

Redoxpotentiale und Stoffwechsel. Von Professor Dr. W. Kollath und Dr. P. Stadler.

Über die Eignung der Pupille als Testobjekt für pharmakologische Reaktionen und Pharmakodiagnostik am Auge. Von Professor Dr. Fr. Poos.

Carnosine and Anserine. Von Professor Dr. V. du Vigneaud and Dr. O. Behrens.

Namenverzeichnis. Sachverzeichnis. Inhalt der Bände 31—41.

VERLAG VON J. F. BERGMANN IN MÜNCHEN

Verlag von Julius Springer in Berlin. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.
Printed in Germany.

Lebenslauf.

Als Sohn des Kaufmanns August Göpfert und seiner Ehefrau Maria Göpfert, geb. Plümpe, wurde ich am 19. Dezember 1909 zu Iserlohn i./W. geboren. Ich bin arischer Abstammung und katholischer Konfession. Nach Besuch der Oberrealschule zu Iserlohn legte ich am 23. März 1928 daselbst die Reifeprüfung ab und widmete mich sodann dem Studium der Naturwissenschaften an den Universitäten Münster, Freiburg i./Br., Kiel und Bonn. Im Juli 1934 bestand ich bei der philosophischen Fakultät der Universität Bonn das Doktor-Examen in den Fächern Physik, Theoretische Physik und Chemie. Das medizinische Studium begann ich im Winter-Semester 1932/33 an der Universität Bonn, wo ich dann im November 1934 den ersten Teil und im Juni 1935 den zweiten Teil der medizinischen Vorprüfung ablegte. Das medizinische Staatsexamen beendete ich am 19. Juli 1938 ebenfalls an der Universität Bonn.